

Quelques recherches d'électrophysiologie nerveuse

Autor(en): **Radzikowski, Casimir**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **35 (1899)**

Heft 133

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-265683>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

QUELQUES RECHERCHES
D'ELECTROPHYSIOLOGIE NERVEUSE

PAR

CASIMIR RADZIKOWSKI,

assistant au laboratoire de physiologie de Lausanne.

I

Les courants de courte durée.

Tous les expérimentateurs biologistes se servent journellement des courants électriques, soit constants, soit interrompus, soit voltaïques, soit faradiques.

On admet généralement que c'est l'irritant le plus commode ; il est, dit-on, graduable, inoffensif pour les tissus qu'il irrite, et le plus facile à manier. Il y a cependant une foule de cas dans lesquels l'électricité peut nous induire en erreur, quand on oublie certaines précautions indispensables.

Il nous paraît donc utile de signaler certaines particularités assez importantes et très peu répandues dans les traités de physique et d'électrophysiologie.

Nos remarques s'adressent particulièrement aux courants de courte durée, c'est-à-dire aux courants induits et aux décharges du condensateur.

1. *Polarisation.*

Dans notre précédent travail sur l'électricité nerveuse ¹, nous avons attiré l'attention sur le phénomène de la polarisation par les courants induits.

¹ C. Radzikowski, *Contribution à l'étude de l'électricité nerveuse.* (Acad. R. de Belgique, 1899).

Nous avons remarqué que cette polarisation est assez forte et qu'elle peut donner naissance dans un nerf aux manifestations électrotoniques; de là la possibilité de confondre la déviation électrotonique avec la variation négative.

Une bobine de du Bois-Reymond donne deux courants de sens inverse (courant de fermeture et courant d'ouverture), et si nous observons les phénomènes de la polarisation il faut qu'un courant prévaille sur l'autre.

Nous avons fait une série d'expériences et nous avons constaté que c'est le courant d'ouverture qui l'emporte sur celui de fermeture; on peut donc comparer la polarisation produite par les courants induits alternatifs à la polarisation due à un courant constant ayant la direction du courant induit d'ouverture.

Ces faits nous démontrent que dans toutes les expériences délicates il faut, non seulement se servir d'électrodes impolarisables, mais intercaler un *commutateur*, soit entre la pile et la bobine primaire, soit entre la bobine secondaire et l'organe à irriter. On est alors à même de distinguer la variation négative de la déviation électrotonique; la première produit toujours la même déviation du galvanomètre, quelle que soit la direction des courants induits; la seconde donne deux déviations de sens contraire, selon la direction du courant d'ouverture.

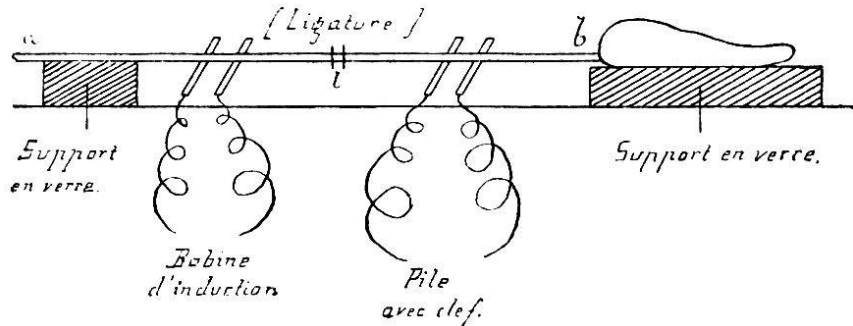
Cette simple précaution étant souvent omise par la plupart des expérimentateurs on voit combien leurs résultats sont sujets à caution.

2. *Dispersion des courants induits.*

Une autre particularité des courants induits, très importante au point de vue pratique, consiste dans la facilité extraordinaire avec laquelle ils donnent lieu à des dérivations extra-polaires.

Pour la mettre en évidence nous avons fait l'expérience suivante :

Nous préparons soigneusement une patte galvanoscopique et nous faisons au milieu du tronc nerveux (l. fig. 1) une forte double ligature avec un fil de coton imbibé d'eau salée; puis nous plongeons la partie centrale du nerf (*a l*) dans une solution concentrée de sulfate de zinc, ou de potasse caustique, pour détruire le nerf. Au bout de quelque temps nous retirons le nerf et nous le lavons dans la solution physiologique de sel marin. Evidemment, l'irritation de la partie détruite du nerf reste sans aucune action sur le muscle.



La préparation est ensuite disposée de la façon suivante :

La partie (*a b*) du nerf qui n'est plus excitable est posée sur deux électrodes qui amènent le courant induit d'une bobine de du Bois-Reymond. La partie excitable du nerf (*l b*) est couchée sur deux électrodes impolarisables de d'Arsonval, réunies avec une pile.

En fermant et en ouvrant la clef de la pile, nous avons chaque fois une contraction très forte, ce qui prouve que la partie (*l b*) du nerf est bien excitable.

Fermons maintenant le courant de la pile et faisons marcher la bobine de du Bois-Reymond. La fermeture du courant constant donne une contraction après laquelle le muscle reste au repos ; en un mot tout se passe comme si le courant polarisant avait fait une « section physiologie » du nerf.

Ouvrons maintenant le circuit de la pile ; si le courant induit n'est pas excessivement faible (non perceptible à la pointe de la langue) au moment de l'ouverture le muscle entrera en tétanos.

L'explication de ce phénomène est très simple.

Les électrodes de la pile ouverte favorisent la dérivation du courant induit à la terre.

La portion dérivée de ce courant parcourt une partie du nerf encore excitable (en avant de la ligature) et l'irrite ; de cette façon nous avons un tétanos, bien que la partie irritée soit détruite et séparée par une double ligature de la partie excitable du nerf.

Nous pouvons détacher un pôle de la pile et la déviation du courant induit aura encore lieu.

Enfin nous pouvons enlever totalement la pile et alors pour avoir cette déviation il suffit de toucher la partie excitable du nerf avec un fil métallique ou avec une électrode impolarisable de d'Arsonval ; à chaque contact entre le nerf et le conducteur qui sert à dévier le courant à terre, le muscle entre en tétanos. Au lieu de toucher le nerf, nous pouvons toucher le muscle avec le doigt et il entrera en fort tétanos.

Mais si nous touchons le nerf avec un conducteur métallique *isolé*, ou si nous touchons le muscle avec le doigt entouré d'une bande de caoutchouc, nous n'avons plus de déviation du courant et le muscle reste tranquille.

Cette expérience montre combien il est difficile d'éviter une dispersion du courant induit, même lorsqu'il est excessivement faible (à peine perceptible à la langue)

Cette expérience entraîne aussi quelques déductions très importantes au point du vue pratique.

a) Lorsque nous irritons une partie quelconque du système nerveux, par exemple le nerf, et que nous voyons le résultat de cette irritation, par exemple la contraction musculaire, nous ne pouvons pas toujours conclure *que la partie excitée est encore excitable*. Elle peut être morte et quand même nous pouvons avoir des contractions, si les conditions nécessaires pour produire la déviation du courant induit vers les parties excitables, sont présentes.

C'est ainsi que Bernstein, pour démontrer l'infatigabilité des troncs nerveux, fait une expérience analogue à celle que nous venons de décrire, sauf la ligature et la destruction préalable de la partie centrale du nerf,

Il recourt à la « section physiologique » du nerf, afin d'intercepter la conductibilité nerveuse. Il irrite avec un courant induit la partie centrale du nerf, située en amont de la « section ». De temps à autre il ouvre le courant de la pile, et voit que le muscle se contracte ; alors il referme le courant et continue ainsi l'expérience pendant un laps de temps très long. Il en conclut que les troncs nerveux ne se fatiguent pas.

Nous ne pouvons pas admettre cette conclusion, parce que la méthode n'est pas exempte de toute erreur.

Dans notre expérience, nous irritons la partie *morte* du nerf et néanmoins nous avons eu des contractions à chaque ouverture du courant polarisant ; or quelles sont les preuves que la partie irritée par Bernstein n'était pas morte pendant son expérience ? Dans ces conditions la contraction musculaire ne prouve rien.

La même objection peut être adressée aux expériences de Bowditch, dans lesquelles la déviation extrapolaire du courant a pu jouer un rôle très important.

b) La seconde déduction pratique se rapporte aux excitations de centres nerveux.

On sait depuis 1870 qu'en irritant certaines parties de l'écorce

cérébrale on provoque des contractions dans certains muscles plus ou moins bien déterminés ; on conclut que cette partie de l'écorce est excitable.

Cette conclusion est trop absolue, car les parties blanches sousjacentes du cerveau étant aussi excitables, nous n'avons pas le droit d'affirmer qu'en irritant la couche corticale nous irritons les cellules qui s'y trouvent.

Comme il y a des parties excitables à côté, il nous est impossible de distinguer l'effet direct de l'excitation de l'effet résultant de la dérivation du courant induit dans la profondeur.

Les expériences de Vulpian, de Putnam et de Marcacci démontrent d'une façon indiscutable l'excitabilité de la substance blanche cérébrale, les expériences de Schiff — que la substance grise médullaire, tout en étant conductrice (esthésodique et kinésodique), n'est pas elle-même excitable par les courants électriques.

3. *Action des courants induits sur les nerfs.*

Passons maintenant à la troisième particularité des courants induits, qui se rapporte à leur action sur les nerfs.

En examinant à l'aide de courants induits l'excitabilité de nerfs mourant spontanément ou modifiés par l'action locale de différentes substances (solution de cocaïne à 2 %, eau chloroformée, eau étherée, acide borique, chloral, chloralose, etc.), nous avons remarqué que l'effet du courant induit variait selon la position réciproque des deux électrodes, autrement dit, selon la direction dans laquelle le courant parcourait la partie excitée du nerf.

Chaque nerf modifié de la façon indiquée ci-dessus a été préparé depuis la colonne vertébrale jusqu'au genou. La partie centrale du nerf avec un morceau de colonne vertébrale et la patte écorchée ont été mises sur deux supports en verre ; le tronc nerveux, légèrement tendu, touchait seulement deux électrodes réunies avec une bobine de du Bois-Reymond. Un commutateur de Pohl était intercalé entre la bobine secondaire et ces électrodes.

Nous chargions les condensateurs à l'aide d'une ou de plusieurs piles de Leclanché et nous les déchargions à travers le nerf.

Dans le cours de ces expériences, nous avons constaté la règle suivante :

1. Quand le nerf est très frais et quand il a été préparé avec beaucoup de soin, la décharge à direction descendante *reste sans effet*, tandis que la même décharge à direction ascendante produit une bonne contraction.

2. Au bout d'un certain temps, qui varie selon la résistance de la grenouille, le nerf entre dans le second stadium, pendant lequel on obtient *toujours* la contraction, quelle que soit la direction de la décharge du condensateur.

3. Enfin ce stadium fait place au troisième, qui est le contraire du premier : la décharge à direction *ascendante* ne donne plus rien, tandis que la décharge à direction *descendante* produit de fortes contractions.

Il est inutile d'ajouter que le condensateur et la pile qui le chargeait restaient les mêmes pendant tout le temps de l'expérience.

Ces expériences montrent que l'effet des courants induits dépend non seulement de leur intensité, mais aussi de la direction de chacun des deux courants (courant de fermeture et courant de rupture).

Or, il peut arriver qu'en explorant l'excitabilité d'un nerf mourant ou empoisonné, on trouve qu'elle est nulle. La conclusion ne sera rigoureuse que si on a essayé *les deux directions de chaque courant*, car nous avons vu que, dans certains cas, le courant d'ouverture à direction descendante est le seul qui excite le nerf.

(Nous avons eu quelques cas où c'était seulement le courant d'ouverture à direction *ascendante* qui excitait le nerf. Toujours est-il qu'*un seul* des quatre courants était efficace.)

Il est donc absolument nécessaire d'avoir un commutateur pour pouvoir changer la direction de chacun des deux courants induits ; sans cette précaution, l'examen de l'excitabilité nerveuse est incomplet et quelquefois fallacieux, car nous pouvons déclarer un nerf inexcitable alors qu'il garde encore un reste de son excitabilité.

Enfin, un nerf peut avoir perdu *toute* réceptivité (excitabilité *locale* par les irritants artificiels), et pourtant *transmettre* fort bien en sens centripète et centrifuge.

II

Individualité dans les nerfs moteurs.

Lorsqu'on explore l'excitabilité d'un nerf moteur depuis la moelle jusqu'aux dernières ramifications accessibles à la dissection anatomique, on constate qu'il n'a pas la même excitabilité dans tous les points de sa longueur.

Ce fait a été constaté par un grand nombre d'auteurs, parmi lesquels nous ne citons que Kilian, Harless, Bridge, Pflüger, Rosenthal, Heidenhain, H. Munk, Fleischl, Schiff, Baroncelli A. Beck.

Tous ces auteurs ont vu que l'excitabilité du nerf variait selon le point irrité, et cela aussi bien dans les expériences dans lesquelles on se servait de la méthode bipolaire, que dans les expériences où la méthode unipolaire a été appliquée.

Ces différences locales de l'excitabilité sont surtout quantitatives ; nous pouvons ajouter qu'elles sont contemporaines et ne dépendent pas du temps, mais seulement de l'endroit irrité.

C'est une variabilité dans l'espace.

Il en est autrement lorsqu'on étudie l'excitabilité d'un nerf séparé de ses centres et qui passe par toutes les phases, depuis l'état le plus physiologique jusqu'à l'inexcitabilité complète.

Un nerf, quand il est très frais, c'est-à-dire dans son état pleinement physiologique, ne donne que la contraction de fermeture.

La contraction d'ouverture apparaît plus tard, quand le nerf est déjà modifié par les processus de la mort (ou par l'emploi de courants trop forts).

Une autre particularité qui apparaît dans le nerf mourant spontanément consiste dans l'influence de la direction du courant sur son excitabilité. Ces faits sont connus sous le nom des lois de contraction ; ils ont été étudiés par plusieurs auteurs, nous n'y insistons pas.

Le fait le plus important pour nous est qu'un nerf mourant passe par différents états, dans lesquels son excitabilité subit des changements quantitatifs et qualitatifs. Ces changements se déroulent dans le temps, pour chaque portion du nerf. S'ils ne sont pas rigoureusement contemporains, et c'est généralement le cas, nous assisterons à une fragmentation fonctionnelle du

nerf, chaque partie du nerf pourra présenter son excitabilité particulière, différente de l'excitabilité des parties voisines.

Nous connaissons encore beaucoup d'autres faits qui démontrent cette individualité locale des troncs nerveux.

En général, l'ouverture du courant ascendant donne un tétanos de Ritter; mais il y a des cas, moins fréquents, où cette règle est intervertie, et c'est l'ouverture du courant descendant qui donne le tétanos de Ritter: enfin, il peut arriver que les deux ouvertures le produisent.

Dans le précédent paragraphe, nous avons indiqué que les courants induits et les décharges du condensateur donnent des effets différents selon la direction de la décharge et selon l'état physiologique du nerf.

Il résulte de ces faits que l'excitabilité nerveuse est éminemment variable, qu'elle varie quantitativement et qualitativement.

Ces variations peuvent être contemporaines dans les différentes portions du nerf ou successives dans la même portion du nerf.

Un nerf ne peut plus être considéré comme composé de parties homogènes, identiques entre elles au point de vue fonctionnel.

Il est plutôt un agrégat de parties hétérogènes, dont chacune a une individualité propre, et c'est grâce à cette individualité qu'elle répond d'une telle ou telle autre manière à une excitation venue de dehors.

Le nerf considéré à ce point de vue ressemble à un organe des sens, qui ne peut transformer qu'un certain genre d'énergie externe (l'œil, les vibrations lumineuses; l'oreille, les vibrations sonores) en énergie intranerveuse. De même, le nerf ne transforme pas non plus chaque irritation électrique indifféremment; la possibilité de cette transformation dépend de l'état de sa réceptivité.

C'est la *réceptivité* du nerf qui est la base de son individualité, de sa spécificité, pour ainsi dire, et non sa conductibilité.

Quand nous irritons un nerf excitable qui répond à l'irritation par une contraction musculaire, nous assistons à deux phénomènes différents:

1° A la transformation de la force vive de l'irritant en flux nerveux;

2° A la propagation de ce flux nerveux vers les organes terminaux.

En nous basant sur les faits rapportés ci-dessus et sur les

faits que nous exposerons dans la suite, nous croyons que l'individualité nerveuse dépend de la variabilité dans la réceptivité.

Le nerf reste indifférent vis-à-vis d'une certaine espèce d'irritant venu du dehors, parce qu'il n'y a pas de transformation de la force vive de l'excitation en flux nerveux, — comme la rétine ne peut pas voir les rayons ultraviolets ou l'oreille entendre les vibrations sonores qui dépassent 32000 oscillations par seconde.

Mais, une fois cette transformation opérée, le nerf transmet le mouvement comme un conducteur indifférent à l'instar de l'éther qui transmet les vibrations lumineuses, ou de l'air qui transmet les vibrations sonores.

La même fibre nerveuse doit pouvoir transmettre plusieurs formes de flux nerveux ; nous ne savons pas en quoi consiste ce flux nerveux ; il est possible que ce soient des vibrations ; en admettant cette hypothèse, nous dirons que la même fibre peut transmettre différentes formes des vibrations moléculaires qui constituent le flux nerveux.

En résumé, nous faisons les deux suppositions suivantes :

1° La variabilité de la réceptivité nerveuse explique la variabilité des réactions nerveuses ;

2° La variabilité dans la forme de la propagation du flux nerveux explique la différence dans l'influence du nerf sur les organes terminaux.

Il s'agit maintenant de démontrer mieux chacune des deux suppositions en apportant les preuves expérimentales à leur appui.

1° Commençons par les preuves fournies par la pathologie ; elles datent depuis le temps où on a commencé à faire la suture nerveuse chez l'homme. — Les électrothérapeutistes ont remarqué que l'électrisation du nerf en voie de régénération après la suture, donnait un résultat différent selon l'endroit irrité.

Quand on électrisait la partie correspondante à la cicatrice nerveuse, même avec les courants les plus intenses auxquels les malades ont bien voulu se soumettre, on ne pouvait pas provoquer la contraction musculaire ; en irritant le nerf en haut ou en bas de la cicatrice, on observait des contractions dans les muscles correspondants ; en même temps, les malades pouvaient exécuter quelques mouvements volontaires. Ainsi, la cicatrice d'un nerf en régénération n'est pas excitable par les courants induits, mais elle peut transmettre le flux nerveux qui résulte

de l'irritation du même tronc en amont de la cicatrice, ou qui provient des centres.

Des observations plus récentes semblent démontrer avec plus d'évidence encore l'individualité nerveuse.

Nous citons un passage du professeur Doumer, de Lille :

« Connaissons-nous le mécanisme qui préside à la transformation, dans le nerf, de l'onde électrique en onde nerveuse et quelle influence peuvent avoir sur cette transformation les enveloppes du cylindre axe et les formations histologiques avoisinantes ?

» Dans ces conditions, il nous est tout à fait impossible d'affirmer que deux filets nerveux, ou bien que deux portions d'un même nerf, se valent électriquement. Ne sait-on pas notamment, pour ne citer qu'un exemple, que le nerf radial sain ne réagit pas aux excitations électriques comme la plupart des autres nerfs moteurs, particulièrement en ce qui regarde l'excitation par ouverture.

» Cet exemple, dont nous ne connaissons pas exactement la signification biologique, nous prouve que tous les nerfs ne se valent pas électriquement et nous montre combien il faut être réservé dans l'affirmation de l'identité au point de vue électrique des divers rameaux nerveux ou bien des diverses portions d'un même nerf.

» Enfin rien ne prouve que l'altération de dégénérescence se propage de la même façon dans toute la longueur d'un même filet nerveux et nous avons de bonnes raisons de penser que, au moment de l'exploration, les altérations dégénératives sont généralement différentes dans le tronc et dans les filets terminaux. » (*Un point d'électrophysiologie*. « Annales d'électrobiologie » 1898.)

2° En second lieu, nous pouvons citer les faits expérimentaux qui démontrent eux aussi l'indépendance des deux propriétés nerveuses fondamentales : réceptivité et conductibilité.

Cette dissociation des propriétés nerveuses fut obtenue d'abord par Schiff, ensuite par Grünhagen, Lautenbach, Weber.

Nous avons répété ces expériences en très grand nombre, en prenant toutes les précautions exigées par l'emploi des courants induits et sur lesquelles nous avons insisté dans la première partie de ce travail.

Pour déclarer un nerf inexcitable, il faut s'assurer que chaque courant induit, en parcourant le nerf dans la direction descendante ou ascendante, ne donne rien du tout.

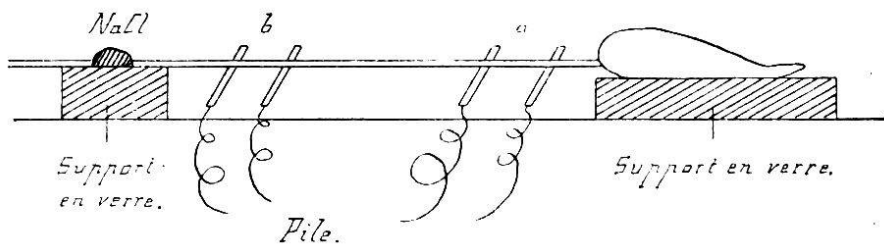
Pour opérer la dissociation entre la réceptivité et la conductibilité, nous avons eu recours à différentes substances toxiques : la cocaïne, l'acide borique, le biborax, l'eau étherée, l'eau chloroformée, le chloral, la chloralose, la strychnine, la morphine, etc.

Nous ne voulons pas décrire la partie technique de ces expériences, qui ne présente rien de bien particulier ; et nous nous contenterons de citer tout simplement les résultats.

Ils concordent avec les résultats obtenus par Schiff, Grünhagen et autres : la réceptivité et la conductibilité nerveuses sont deux propriétés différentes et indépendantes l'une de l'autre ; on peut abolir la réceptivité sans abolir en même temps la conductibilité.

3° L'état électrotonique modifie l'excitabilité nerveuse en agissant en premier lieu sur la réceptivité. Nous pouvons démontrer cela de la manière suivante : on prépare une patte galvanoscopique, on couche la partie centrale du nerf et la patte sur deux supports en verre, et on met sur la partie centrale un peu de sel marin en poudre.

Quand les contractions des muscles de la patte commencent à apparaître, on applique le courant constant assez faible tout près du muscle (*a*) ; il reste ou sans effet ou il augmente la force des contractions ; si nous transportons les électrodes tout près de la partie irritée du nerf (*b*), les contractions cessent. Cette expérience, répétée plusieurs fois de suite, donne toujours le même résultat.



Ce fait ne peut pas être expliqué par ce qu'on appelle la « section physiologique du nerf », cette dernière aurait dû se produire dans les deux cas.

Nous pensons que l'électrotonus agit en première ligne sur la réceptivité nerveuse ; c'est en modifiant la réceptivité, qu'il empêche les contractions de se produire.

(Les expériences avec irritation centrale par les courants induits sont moins probantes, car dans ce cas il y a à craindre la déviation extrapolaire du courant, fait sur lequel nous avons déjà insisté.)

Il est possible, qu'en augmentant de plus en plus la force du courant polarisant on arrive à entraver la conductibilité nerveuse; seulement dans ce cas la réceptivité sera probablement modifiée encore plus fortement que dans le cas précédent. Cette explication nous paraît avoir une certaine importance.

Si l'électrotonus modifie en premier lieu la réceptivité nerveuse, nous devons donner une autre interprétation aux faits et aux résultats obtenus à l'aide de cette méthode.

Certains auteurs, pour démontrer l'infatigabilité des troncs nerveux, ont essayé d'empêcher la conduction vers les organes terminaux en pratiquant la « section physiologique » du nerf.

Or puisque l'électrotonus agit en premier lieu sur la réceptivité — l'absence de contraction peut dépendre de ce qu'on a irrité la partie inexcitable du nerf.

4° En dernier lieu nous pouvons citer les faits physiologiques (nous les appelons ainsi parce qu'ils se montrent chez les animaux non mutilés et sans aucune intervention de l'observateur).

Le fait a été signalé pour la première fois, il y a plus de 25 ans, par Borisowitch et Scabitchewski (1873), de Varsovie, et confirmé ensuite par Schiff et par beaucoup d'autres.

Ces auteurs ont remarqué que dans certaines périodes de l'année les grenouilles tenues en captivité (?) ont les deux vagues inexcitables par l'électricité.

La première idée qui vient à l'esprit est la suivante: nous savons que les organismes peuvent fabriquer des poisons alcaloïdiques; peut-être sommes nous en présence d'une autointoxication par une substance analogue à l'atropine? Alors il n'y a rien d'étonnant à ce que les vagues n'agissent pas sur le cœur.

Il n'en est pourtant rien. En effet, Goltz a démontré que si on frappe le ventre d'une grenouille, le cœur s'arrête (Klopfversuch); Bernstein a prouvé que cet arrêt du cœur provient de l'irritation du sympathique abdominal, irritation qui retentit par la voie réflexe sur les vagues. Si on sectionne les deux vagues ou si on extirpe le sympathique abdominal l'arrêt du cœur n'a plus lieu.

Lorsque nous essayons le Klopfversuch, ou l'irritation du sympathique abdominal, chez des grenouilles à vagues inexcita-

bles par l'électricité, le cœur s'arrête; tandis que chez une grenouille *atropinisée* le résultat est nul: il continue à battre. Le vague, dans ce dernier cas, *ne conduit plus*, tandis que, dans le premier, il conduit, mais n'est pas localement excitable.

Donc la supposition de l'autoatropinisation de la grenouille est insoutenable et nous sommes forcés d'admettre que les vagues *ont perdu la réceptivité, tout en conservant la conductibilité.*

Après tout ce que nous avons dit nous nous croyons en droit de conclure qu'un nerf, considéré comme appareil récepteur, peut être comparé à un organe des sens.

Il faut maintenant examiner si nous pouvons comparer les courants électriques, tels qu'ils sont employés en physiologie, avec les excitants qui frappent nos organes des sens: par exemple vibrations lumineuses ou vibrations sonores.

Quelque grande que soit la différence subjective entre les différentes couleurs du spectre, objectivement elle se réduit à la longueur d'onde des vibrations qui frappent la rétine; cette longueur oscille entre 0,000 82 de millimètre et 0,000 38 de millimètre.

Si nous comparons la fermeture d'un courant constant avec l'ouverture; les courants voltaïques avec les courants faradiques; le courant induit de fermeture avec le courant induit d'ouverture; les décharges de différents condensateurs entre elles; nous verrons qu'il y a des différences objectives très grandes.

On sait, depuis les travaux de Blaserna, que les oscillations de l'extra-courant de rupture sont beaucoup plus rapides que celles de l'extra-courant de fermeture et qu'elles sont de bien plus courte durée; on sait que le courant de rupture se forme et se complète dans un temps plus court que le courant de fermeture; on sait encore que la différence de potentiel des deux courants (courant de fermeture et d'ouverture) est en rapport de 6:13, quoique la quantité totale d'électricité qui traverse le conducteur est la même dans les deux sens.

Dans l'excitation unipolaire, les variations ne sont pas moins grandes; les expériences de Schiller, de Mouton, de Bernstein et de Helmholtz démontrent que les ondulations électriques se distinguent entre elles par leur période et par l'amplitude.

Enfin la décharge d'un condensateur peut revêtir plusieurs formes, selon la nature du conducteur qu'elle traverse:

a) Elle peut être continue, c'est-à-dire que le courant, d'abord nul, passe par un maximum et décroît jusqu'à zéro:

quand
$$R > \sqrt{\frac{4L}{C}}.$$

b) Dans un autre cas le courant prend instantanément une valeur finie et décroît ensuite indéfiniment :

quand
$$R = \sqrt{\frac{4L}{C}}.$$

c) Enfin la décharge peut être oscillante :

lorsque
$$R < \sqrt{\frac{4L}{C}}.$$

R = la résistance du circuit traversé par le courant (décharge du condensateur).

L = la self-induction du même conducteur.

C = la capacité du condensateur.

Tous ces faits nous paraissent suffisants pour démontrer que les courants électriques présentent une aussi grande diversité au point de vue objectif que, par exemple, les rayons lumineux.

Nous n'avons parlé ni des courants de Tesla, ni des ondes de Hertz. Tout le monde admet aujourd'hui que les ondes hertziennes présentent tous les phénomènes fondamentaux qui caractérisent les ondes lumineuses.

Donc les différences dans les réactions d'un nerf moteur irrité par l'électricité dépendent d'un côté de la variabilité quantitative, et surtout qualitative de sa réceptivité; de l'autre côté de la diversité objective entre les différentes formes des irritants électriques.

III

La vitesse de la transmission nerveuse.

Depuis les célèbres expériences de Helmholtz, on croit généralement que nous possédons une idée nette et précise sur la vitesse de la transmission nerveuse. Cependant, des découvertes ultérieures nous forcent d'exprimer quelques doutes sur la valeur des résultats obtenus. Il vaut donc la peine d'examiner cette question de plus près.

Et d'abord, analysons ce qui se passe quand nous irritons un nerf moteur au moyen d'un courant induit.

1. Généralement on irrite le nerf par une secousse d'ouverture ; or elle ne naît pas juste au moment de la rupture du circuit primaire.

Ce temps a été évalué expérimentalement par Mouton ; il est très petit et égal à 0,000004 de seconde. Depuis ce moment, l'intensité du courant augmente, arrive à son maximum et enfin décroît jusqu'à zéro. Le temps nécessaire pour arriver à son maximum d'intensité est, d'après Blaserna, égal à 0,000275 de seconde.

Donc, quand nous irritons un nerf au moyen d'un courant induit de rupture, nous avons en premier lieu le temps perdu dû à la naissance du courant induit ; ce temps perdu varie selon la distance des deux bobines et selon le diélectrique qui les sépare.

Appelons-le (t') et supposons, ce qui est d'ailleurs juste, qu'il est le même dans une série d'expériences (si on ne change pas la distance entre les deux bobines).

2. En second lieu, le courant induit doit arriver à un certain degré d'intensité pour pouvoir irriter le nerf. Ce « seuil » d'excitabilité nerveuse est très variable et dépend exclusivement de l'état physiologique du nerf.

Quand le nerf est très excitable, le seuil est très bas ; mais lorsque l'excitabilité nerveuse s'affaiblit, le seuil s'élève de plus en plus ; autrement dit, nous devons employer des courants de plus en plus forts pour irriter le nerf ; enfin le nerf devient totalement inexcitable.

Nous avons cherché à démontrer que le nerf a une excitabilité très variable ; elle n'est pas la même dans les différents points du nerf, elle n'est pas la même dans la partie du nerf examinée à différents intervalles de temps.

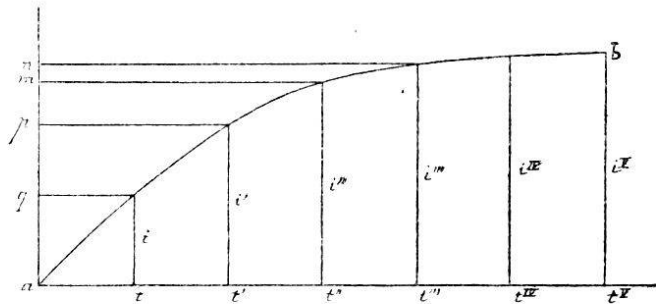
Ces différences dans l'excitabilité sont non seulement quantitatives, mais aussi qualitatives.

Tous ces faits nous permettent de supposer que le seuil d'excitation peut varier dans différents points du même nerf temporairement et dans la même portion du nerf successivement dans le temps.

Et si le seuil d'excitabilité est variable, le temps nécessaire pour que le courant induit arrive à l'intensité suffisante pour irriter le nerf doit être lui aussi variable.

Nous pouvons représenter ce phénomène graphiquement. Si

la courbe (ab) représente l'accroissement de l'intensité du courant en fonction du temps, et si les lignes horizontales m, n, p, q , figurent le niveau du seuil d'excitabilité, dont les grandeurs respectives seront représentées par les distances entre ces lignes et l'axe des abscisses, c'est-à-dire par les distances $(aq), (ap), (an)$ et (am) ; nous voyons comment le temps nécessaire au courant pour acquérir l'intensité suffisante doit varier à mesure que le seuil d'excitabilité monte.



Appelons ce temps (t'') et remarquons qu'il est variable.

3. Le troisième phénomène consiste dans la transformation de la force vive de l'irritation en processus nerveux fonctionnel.

Pouvons-nous admettre que ce temps est toujours le même dans toutes les portions du nerf ou dans la même partie irritée à différents moments?

Nous avons vu que l'excitabilité nerveuse varie quantitativement et qualitativement. Rien ne prouve que le temps de transformation de l'irritation en ondes nerveuses soit toujours le même. Il est, au contraire, plus probable que ce temps latent de transformation est variable et qu'il est en relation avec l'état de la réceptivité nerveuse.

Voici quelques faits qui paraissent appuyer cette supposition.

a) Dans quelques expériences faites avec le nerf sciatique de grenouille on a vu que la contraction arrive plus vite quand on irrite la partie centrale du nerf, que lorsqu'on irrite la partie périphérique. Schiff a obtenu des résultats semblables sur des mammifères. (V. *Recueil des Mémoires de Schiff*, Lausanne, 1894, vol. I, p. 767 à 780.)

b) Boubnoff et Heidenhain ont constaté que souvent le temps de réaction est en raison inverse de la grandeur de l'excitation.

c) Pour les courants faibles la réaction à l'excitation de la pointe du doigt est plus courte parfois qu'à l'excitation du bout de la langue; c'est le contraire avec des courants forts.

d) Féré donne des cas dans lesquels la réaction psychomotrice à l'excitation du dos de la main et de la peau du front a la même durée.

e) Les expériences de Charpentier sur le temps perdu dans la perception des couleurs parlent dans le même sens. L'auteur a trouvé que nous réagissons plus vite aux couleurs moins réfringentes qu'aux couleurs plus réfringentes.

Le temps perdu du rouge est . . .	0,0312 secondes
» » vert . . .	0,0346 »
» » bleu . . .	0,0432 »

Les couleurs provoquent d'autant plus lentement la sensation qu'elles sont plus réfringibles.

f) Le temps de perception est plus long dans la vision indirecte que dans la vision directe, plus long dans les moitiés supérieure et interne du champ visuel que dans les moitiés inférieure et externe, lesquelles sont plus sensibles.

Toutes ces différences doivent provenir de la différence du temps nécessaire pour la transformation de la force vive de l'irritation en ondes nerveuses.

(Si l'on admet l'égalité de ce temps, il faudra admettre l'inégalité dans la vitesse de la transmission nerveuse le long des fibres. Dans ce cas il n'y aura aucun moyen de calculer cette vitesse.

Nous croyons qu'il est plus conforme aux faits connus en physique de supposer que la vitesse de la transmission nerveuse ne varie pas, tant que les conditions restent les mêmes. Il se peut qu'elle revête différentes formes caractérisées par la période et l'amplitude de l'oscillation, mais la vitesse doit rester la même).

g) La température peut agir non seulement sur la vitesse de la transmission mais aussi sur le temps de la transformation.

Les expériences de Ch. Féré parlent en faveur de cette supposition.

	FLEXION		EXTENSION	
	Avant l'échauffement	Après l'échauffement	Avant l'échauffement	Après l'échauffement
Pouce . . .	0"346	0"233	0"362	0"194
Index . . .	0"269	0"234	0"270	0"186
Médus . . .	0"266	0"261	0"270	0"201
Annulaire . . .	0"255	0"239	0"320	0"250
Petit doigt . . .	0"283	0"237	0"312	0"220

(Ch. Féré, *Pathologie des Emotions*).

Tout nous porte à croire que le temps latent de la transformation de l'excitation en flux nerveux doit varier avec l'état de la réceptivité nerveuse. Et comme celle-ci varie quantitativement et qualitativement dans le même tronc nerveux selon la place où on l'examine, ou selon le moment dans lequel on l'examine, nous nous croyons en droit d'admettre que ce temps n'est pas à négliger et qu'il est variable.

Malheureusement jusqu'à présent nous n'avons aucun moyen de la mesurer même approximativement.

Désignons ce temps latent par la lettre t''' et remarquons qu'il peut être variable, car nous n'avons pas de preuve qu'il est toujours constant.

h) On sait depuis les travaux de Helmholtz que le temps latent de la contraction musculaire est loin d'être constant.

D'après les expériences de Helmholtz lui-même, ce temps oscille entre des limites assez étendues: 0''0093 à 0''0342 de seconde.

Or si le temps latent de la contraction peut varier de 1 à 10, il n'est pas impossible qu'il en soit de même pour le temps latent de l'excitation nerveuse.

4. En quatrième lieu vient la vitesse de la transmission nerveuse; nous supposons qu'elle est constante tant que les conditions dans lesquelles se trouve le nerf sont les mêmes.

Désignons le temps nécessaire pour que l'onde nerveuse se transmette du point irrité jusqu'au muscle par la lettre t^{iv} .

5. En dernier lieu nous devons prendre en considération le temps perdu de la contraction musculaire.

Désignons-le par la lettre t^v et admettons qu'il reste constant pendant chaque série d'expériences.

La somme de tous ces temps élémentaires est donnée par une indication chronographique ou chronoscopique.

Ecrivons maintenant l'équation complète (t_c = irrit. centrale):

$$t_c' + t_c'' + t_c''' + t_c^{iv} + t_c^v = T.$$

Pour avoir la seconde équation on transporte les électrodes tout près du muscle et on irrite de nouveau le nerf.

En nous basant sur ce que nous avons dit nous pouvons écrire la seconde équation (t_p = irrit. périphérique):

$$t_p' + t_p'' + t_p''' + t_p^{iv} + t_p^v = T'.$$

Si nous faisons maintenant la soustraction, nous verrons que ce sont les membres t_c' et t_p' puis t_c^v et t_p^v qui s'annulent parce qu'ils sont égaux.

Les autres ne s'annulent pas du tout.

$$\begin{array}{r} t_c' + t_c'' + t_c''' + t_c^{iv} + t_c^v = T \\ - (t_p' + t_p'' + t_p''' + t_p^{iv} + t_p^v = T') \\ \hline (t_c' - t_p'') + (t_c''' - t_p''') + (t_c^{iv} - t_p^{iv}) = T - T'. \end{array}$$

La valeur de $T - T'$ peut être déterminée très facilement par une des méthodes en usage.

Les autres trois membres présentent des valeurs inconnues; nous avons de cette façon une équation avec trois inconnues: $x + y + z = \text{Const.}$

Il est évident que nous ne pouvons pas la résoudre.

En suivant la voie indiquée par Helmholtz on fait abstraction des deux premiers membres de l'équation. C'est permis seulement à une seule condition, précisément quand leur somme est infiniment petite en comparaison avec le troisième membre (vitesse de transmission), ce que nous ignorons.

Tout ce que nous pouvons affirmer c'est: 1° que nous ne connaissons pas la vitesse de la transmission nerveuse, et 2° qu'elle doit être plus grande que la plus grande vitesse indiquée.

Pour rendre plus claire notre pensée, citons un exemple:

D'après Helmholtz la vitesse de la transmission nerveuse est 30 mètres par seconde, d'après Richet 50 mètres, enfin d'après Exner 62 mètres.

Admettons donc que l'onde nerveuse se propage avec la vitesse de 60 mètres par seconde.

Supposons ensuite que la distance entre les deux points irrités est de 5 centimètres.

Pour parcourir cet espace il faudrait $\frac{1}{1200}$ de seconde.

Généralement on admet que c'est $t_c^v - t_p^v$ qui est égal à $\frac{1}{1200}$.

Ce n'est pas juste, l'équation est plus compliquée. C'est

$$(t_c'' - t_p'') + (t_c''' - t_p''') + t_c^v - t_p^v = \frac{1}{1200}.$$

Nous n'avons pas le droit de négliger les deux premiers membres de cette équation.

Donc le $\frac{1}{1200}$ de seconde ne représente pas seulement le

temps de la transmission, mais ce temps plus la différence du temps latent de l'excitabilité nerveuse, plus la différence du temps nécessaire au courant pour arriver au seuil d'excitation du nerf.

Le temps de transmission doit être par conséquent plus court que $\frac{1}{1200}$ de seconde et la vitesse de la transmission nerveuse plus grande que 60 mètres par seconde.

Avant de terminer, disons quelques mots à propos de la seconde méthode qui sert pour mesurer la vitesse de la transmission nerveuse.

Elle est basée sur la vitesse de la propagation de la variation négative dans les troncs nerveux.

D'abord rien ne prouve que ces deux phénomènes soient nécessairement concomitants; de fait, on peut les séparer; donc la variation négative peut non seulement se propager avec une certaine vitesse et l'onde nerveuse avec une autre, mais elle peut avoir lieu en l'absence de toute onde nerveuse¹.

C'est comme dans un électrolyte où nous pouvons observer deux sortes de mouvements: en premier lieu la propagation du courant électrique, et en second lieu le transport des ions; le premier mouvement est infiniment plus rapide que le second.

En outre toutes les objections que nous avons formulées contre la méthode de Helmholtz sont applicables à la méthode avec la variation négative.

¹ V. C. Radzikowski, *Contribution à l'étude de l'électricité nerveuse* (Acad. R. de Belgique, 1899), dans « Travaux de Laboratoire de l'Institut Solvay, à Bruxelles », T. III, fasc. 1, aux pages 18 à 22, il y est fait allusion à quelques faits de ce genre; ils appartiennent à une série d'expériences sur la variation négative, dont il sera rendu compte ailleurs. V. aussi Herzen, « Intermédiaire des Biologistes », numéros des 5 janvier, 5 avril et 5 juin 1898, et « Centralblatt für Physiologie », numéro du 25 novembre 1899.
